昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*，August 2005，48(4)：568 – 575　　ISSN 0454-6296

基于生命表参数的棉铃虫种群动态模拟研究

高增祥[1,3]，徐汝梅[3]，吴子江[2]，杨燕涛[2]，薛智华[2]，丁岩钦[1]，李典谟[1*]

(1. 中国科学院动物研究所，农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京　100080；
2. 江苏省通州市植保站，江苏通州　226300；3. 北京师范大学生命科学学院，北京　100875)

摘要：依据对棉铃虫自然种群生命表研究所获得的种群统计参数，采用蒙特卡罗方法，模拟了随机环境条件下的棉铃虫种群发生动态。模拟结果显示，同一输入参数(模拟的1代残虫量)，经过确定世代或生活史阶段后，棉铃虫的种群密度既可能为轻发生，也可能种群暴发。环境条件有利时，输入变量(模拟的1代残虫量)影响棉铃虫最大可能的发生程度。当棉铃虫为中等或轻发生时，1代残虫量(模型输入参数)和最终的棉铃虫发生程度(模型输出)没有明显的依赖关系。相同的最终棉铃虫发生程度所对应的模型的输入变量可以有多种水平。模拟结果显示，在环境条件比较有利情况下，棉铃虫只需要1个世代或某一个生活史阶段(如蛹期)，种群密度即可达暴发水平。本文的研究结果说明，对棉铃虫中长期发生态势的预测，存在一定程度的不确定性。

关键词：棉铃虫；生命表；模拟；蒙特卡罗方法

中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2005)04-0568-08

Stochastic simulation of cotton bollworm population dynamics based on life-table parameters

GAO Zeng-Xiang[1,3], XU Ru-Mei[3], WU Zi-Jiang[2], YANG Yan-Tao[2], XUE Zhi-Hua[2], DING Yan-Qin[1], LI Dian-Mo[1*]
(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. Tongzhou Plant Protection Station, Tongzhou, Jiangsu 226300, China; 3. College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: Based on the demographic parameters of life table of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner), its population dynamics was simulated using Markov chain Monte Carlo method. The simulation results showed that cotton bollworm population dynamics was very complicated. Although original survived larvae were same, after several generations or life history stages, the population density of cotton bollworm varied enormously, ranging from slight occurrence to outbreak. Only if the environment was very favorable for cotton bollworm, did the inputted parameter, the survived larvae of first generation, affect the pest's probable maximum occurrence degree. When the occurrence degree was slight or moderate, the original survived larvae and the final population density of cotton bollworm had no significant relationship. However, if environmental conditions were favorable to the bollworm for one generation or even a life history stage, cotton bollworm would break out. The simulated results suggest that uncertainty exists in some extent to make long-term forecast of the bollworm dynamics.

Key words: *Helicoverpa armigera*; life table; simulation; Monte Carlo method

Andrewartha 和 Birch (1954)在其经典的生态学文献中，提出了自然种群受到限制的3种主要途径：资源的短缺，资源的难以获得，种群增长率为正值的时间过短。Andrewartha 和 Birch 认为，种群增长率为正值的时间过短实际上是最重要的。这样，对于偶发性暴发的种群来说，自然有一个相反的问题：种群暴发的基本原因是什么？种群增长率(r)为正值的时间需多长？或者说，种群需要几个连续有利的世代或生活史阶段就可能暴发？

Graham (1939)、Wellington (1954)和 Greenbank

基金项目：农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室开放课题(A5203071)；中国博士后科学基金
作者简介：高增祥，男，1967年生，河北人，博士，研究方向为种群生态学和系统生态学，E-mail：zx_gao@sina.com
* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail：lidm@ioz.ac.cn
收稿日期 Received：2005-03-03；接受日期 Accepted：2005-04-13

(1956，1963)等提出的森林害虫暴发的"气候释放"理论(Theory of Climate Release)认为，如果有利于害虫繁殖或存活率上升的年际间或季节性的气候"异常"持续较长时间(如昆虫的几个连续世代)，其对种群的效应就可以累加，种群经 3～4 年连续增长就可以暴发。但由于不同物种间生活史的差异(如一年发生的世代)、所处的生境类型的不同(如农业系统、草地生态系统和森林生态系统受人类干扰的程度不同)以及繁殖力的差异，"气候释放"理论显然并不能对上述问题作出满意的回答，特别是对于具高繁殖力的农业害虫。

对于重要农业害虫来说，仅仅依据现有的种群动态的观测数据，要回答上述问题是困难的。原因在于总体数据量的不足，以及在某些重要的生活史阶段或世代，种群动态不易观察或缺少观察。因此，需借助多种研究手段，比如理论研究或者对种群动态的数值模拟。

本文以棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner)为对象，依据对棉铃虫自然种群生命表研究中所获得的种群统计参数(吴子江等，1993；戴小枫等，1991)，模拟了环境条件随机变化下的棉铃虫种群发生动态。本文试图在保持棉铃虫种群动态变化基本特征的前提下，从理论上分析：(1)种群初始密度确定条件下，环境因子随机变化对棉铃虫最终发生量的影响；(2)在环境条件最适宜的条件下，棉铃虫种群初始密度与最终发生量的关系；(3)种群初始密度不同，但最终发生量相近的种群增长特征；(4)种群暴发需要经过多少个连续有利世代或生活史阶段的虫口积累。

1　模拟模型

1.1　棉铃虫发生动态的实际背景及模拟的时间尺度选择

黄河流域棉区和长江流域北部棉区棉铃虫一年发生 4 代，在大暴发年份也出现不完整 5 代。其中黄河流域棉区 2 代棉铃虫发生数量最高，为主害代；长江下游北部棉区，通常 1、2、3 代的发生数量很轻，4 代种群数量大幅上升，为主害代。据分析，黄河流域棉区 2 代棉铃虫暴发的基本原因之一是上年 4 代棉铃虫越冬蛹的基数偏高(盛承发等，1993；屈西峰，1993；张孝羲，1996)；而在长江流域北部棉区(如苏中、苏北)，空梅加伏旱的年份，4 代棉铃虫通常会大暴发。由于长江流域北部棉区棉铃虫 2 代发生时正值梅雨季节，3 代幼虫至蛹期基本处于伏季。综合黄河流域棉区和长江流域北部棉区棉铃虫发生的动态特征，本文将棉铃虫种群动态模拟的时间尺度确定为 3 个世代，即从第 1 个世代的蛹期(模拟程序中初始变量为残虫量)开始，至第 3 个世代的卵期结束。考虑到模拟模型应具有一般性，本文模拟的 1 代相当于黄河流域棉区的上年 4 代，或长江下游北部棉区的当年 2 代；模拟的 2 代相当于黄河流域棉区的当年 1 代，或长江下游北部棉区的当年 3 代；模拟的 3 代相当于黄河流域棉区的当年 2 代，或长江下游北部棉区的当年 4 代。

1.2　模型描述

由于棉铃虫在低龄幼虫(1～3 龄)阶段受到气象因子的强烈抑制作用，而且低龄幼虫阶段和大龄幼虫(4～6 龄)阶段起捕食作用的天敌类型存在明显差别(吴子江等，1993)，所以，在随机模拟中，简单地将幼虫阶段分为低龄幼虫和大龄幼虫两个子阶段。棉铃虫种群动态模拟模型见图 1。图中 S_i ($i = 0, 1, \cdots, 5$)为各生活史阶段的存活率参数，F_i ($i = 1, 2$)为不同世代平均每个雌虫的繁殖力参数。

假定 1 代的残虫量都可以顺利地入土化蛹，即 $S_0 = 1$。因此，模型的输入变量(1 代残虫量)实际为预蛹的数量。为便于同棉铃虫的实际发生动态比较，模型中所有的种群密度参数均取与实测相同的度量方式，即百株棉花残虫量、百株棉花卵量等。本文所建立的随机模型，没有包含种群的扩散和迁飞行为，我们认为这样并不失棉铃虫种群发生动态的一般性。下文中还会讨论到这一问题。另外，本文也没有考虑棉铃虫个体发育的时间分布，而假设其发育速率完全一致。这样既可以使得模型简单，又可以保持棉铃虫种群发生动态的基本特征。

2　模型参数选取

2.1　残虫量

作为模型输入变量的残虫量，采用两种方法给出。其一为确定值，由于在长江流域北部棉区，棉铃虫 2 代实际发生量很轻，2 代残虫量很难估计，本文用 3 代残虫量乘以一个修正系数代替。具体方法是：依据江苏省通州市(原南通县)历年(1972～2001 年)3 代棉铃虫残虫量观察数据，将之排序，取 10%，20%，…，90%，99%各分位数所对应的残虫量，将之分别乘以修正系数 0.5，作为模型的输入值。其二为随机值，依据上述观察数据得到的 3 代棉铃虫残

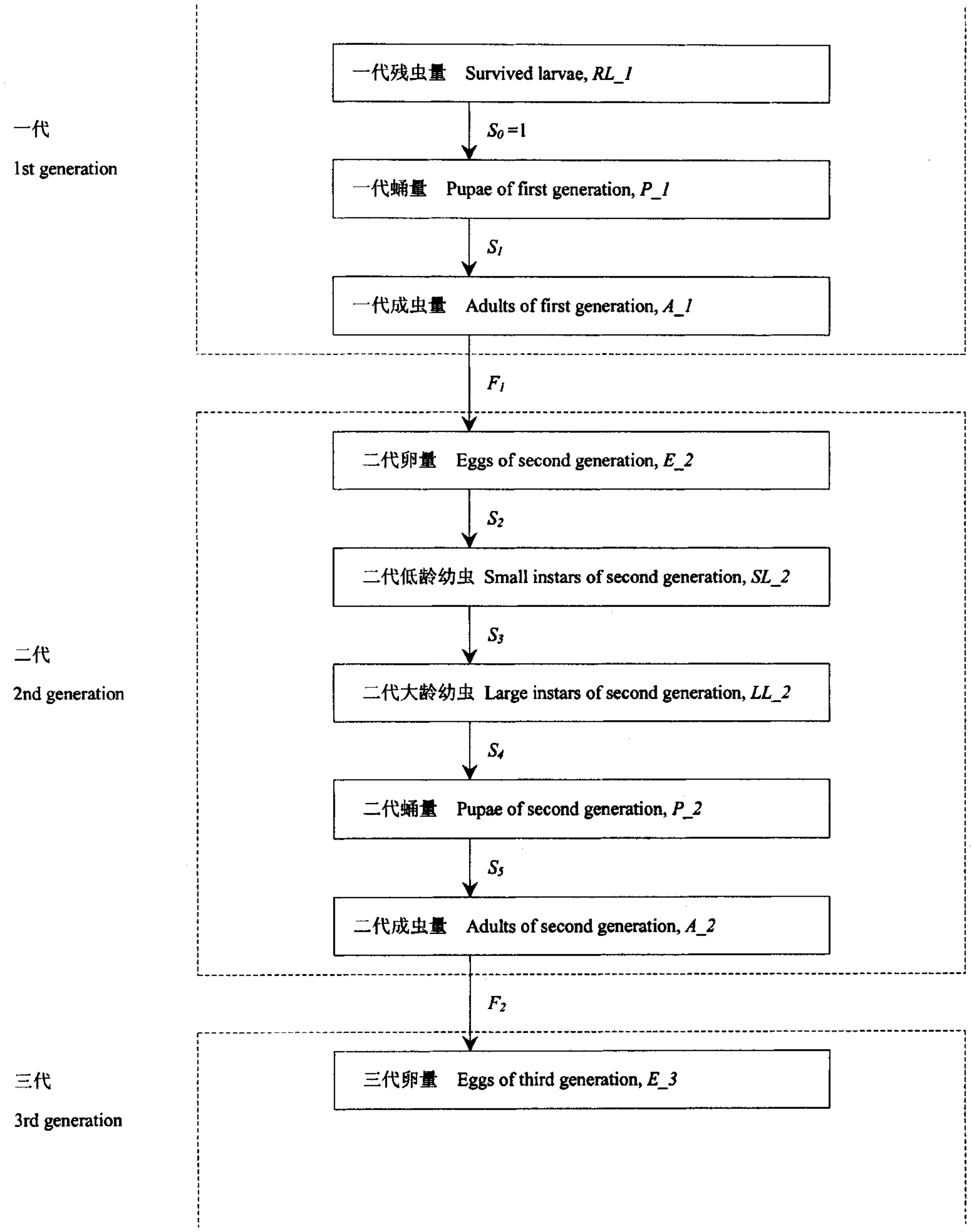

图 1 棉铃虫种群动态模拟流程图

Fig. 1 The flowchart of simulation of *Helicoverpa armigera* (Hübner) population dynamics

虫量分布函数，采用 Monte Carlo 方法（徐钟济，1985；Gilks *et al*.，1996）进行随机抽样，将该值乘以不同的修正系数后作为模型的输入值。

2.2 不同生活史阶段的存活率

根据江苏省通州市（原南通县）在棉铃虫自然种群生命表研究过程中所获得的棉铃虫历年（1979～1984）各代、各生活史阶段的存活率参数（吴子江和薛智华，未发表资料），并参考戴小枫等（1991）在河南新乡进行的棉铃虫自然生命表研究结果（1986～1989 年，各生活史阶段的参数为平均值），选出棉铃虫各代、各生活史阶段存活率参数的最高值和最低值（表 1）。在模拟过程中，假定各代和各生活史阶段的存活率分别服从上述两个极值间的均匀分布，其值采用 Monte Carlo 方法（徐钟济，1985；Gilks *et al*.，1996）取随机值。这里取均匀分布与原始的数据量有关。由于存活率综合反应了天气、捕食者、寄生者和病毒等环境因素对种群动态的影响结果（戴小枫等，1991；吴子江等，1993），所以，可以简单认为，某个生活史阶段存活率的最高值代表了该阶段环境条件最优，而最低值代表了该阶段环境条件最

恶劣。

2.3　成虫的繁殖力

平均每个成虫的繁殖力(F)采用下式计算：

$$F_i = PSR \times FPF_i \tag{1}$$

式(1)中，i 为模拟计算的世代；PSR 为雌性比，由于棉铃虫的性别决定属于 ZW 型，实验也表明，棉铃虫雌雄交配产生的后代雌性比近似为 0.5(Wang and Dong，2001)，故本文将 PSR 取为 0.5；FPF_i 为每雌的产卵力，它受环境温度、营养条件等多种因素的影响(吴坤君等，1978；龚佩瑜和李秀珍，1992；吴坤君和李明辉，1993)。根据田间棉铃虫的实际营养条件，本文假定 FPF_i 服从(800，1 000)间的均匀分布，计算时采用 Monte Carlo 方法(徐钟济，1985；Gilks *et al.*，1996)取随机值。

文中的种群动态模拟采用 MATLAB5.3 软件进行，统计分析采用 SAS8.1 进行。

表 1　模拟模型中棉铃虫生活史各阶段的存活率

Table 1　The survival rate of *Helicoverpa armigera*（Hübner）at different life stages and generations in simulation model

参数 Parameter	分布和取值 Distribution and value				
	假定的分布函数 Proposed distribution	模拟最高值 Maximum by simulation (%)	模拟最低值 Minimum by simulation (%)	实测最高值 Maximum by observation (%)	实测最低值 Minimum by observation (%)
S_1	均匀分布 Uniform	85	25	83.67	27.47
S_2	均匀分布 Uniform	85	20	86.7	20.25
S_3	均匀分布 Uniform	25	1.5	23.51*	1.648
S_4	均匀分布 Uniform	35	0.05	32.84	0.0691
S_5	均匀分布 Uniform	95	50	96.08	51.18

表中实测数据带‘*’者取自河南新乡(戴小枫等，1991)，其余取自江苏通州(吴子江和薛智华，未公开发表资料)。The parameter value with superscript * is from Xinxiang，Henan（Dai *et al.*，1991），and others are from Tongzhou，Jiangsu（Wu and Xue，unpublished internal data）

3　结果

3.1　棉铃虫种群随机发生动态

对于残虫量的每个确定值，随机模拟 100 万次。对于残虫量的随机值，每个修正系数下随机模拟 200 万次。将第 3 代的卵量模拟值按式(2)分级，两种初值的模拟结果分别见图 2、图 3。图 2 和图 3 中，有些分级因频数太少没有显示出来，但并不影响下面的结果分析。

由图 2、图 3 可见，不论 1 代残虫量为确定值还是随机值，3 代卵量的发生动态都非常复杂。它既可能轻发生，也可能种群暴发。即使 1 代残虫量相同，由于后面不同生活史阶段环境条件的差异(模型中表现为存活率和繁殖率的差别)，3 代卵的发生量差别很大。以 1 代残虫量 3.92 为例，3 代卵量低者为轻发生水平(< 150)，高者可达到 11 级(> 40 000)。模拟的最高值超过黄河流域棉区 2 代棉铃虫实际最高发生值(1992 年山东乐陵市棉田 2 代百株累计卵量 40 730 粒)(屈西峰，1993)。同样，相同的 3 代卵量发生级别，可以有多种的 1 代残虫量水平。以 3 代卵量发生级别为 6 级、1 代残虫量为确定值为例，其对应的 1 代残虫量水平从 0.1975(分位数为 20%)到 3.92(分位数为 99%)不等。

$$Degree = \begin{cases} 1, & E_3 \le 150 \\ 2, & 150 \le E_3 \le 400 \\ 3, & 400 \le E_3 \le 600 \\ 4, & 600 \le E_3 \le 1000 \\ 5, & 1000 \le E_3 \le 2000 \\ 6, & 2000 \le E_3 \le 4000 \\ 7, & 4000 \le E_3 \le 6000 \\ 8, & 6000 \le E_3 \le 10000 \\ 9, & 10000 \le E_3 \le 20000 \\ 10, & 20000 \le E_3 \le 40000 \\ 11, & E_3 \le 40000 \end{cases} \tag{2}$$

3.2　1 代残虫量水平与可能的 3 代卵量最大发生程度的关系分析

由上面 1 代残虫量取随机值的模拟结果可知，不同的修正系数决定了 1 代残虫量的最高水平，因而影响到棉铃虫 3 代卵量最大发生程度。表 2 列出了三者的关系。

比较不同 1 代残虫量水平所能达到的 3 代卵量最高发生程度整个过程的种群增长特征，可以看出，在环境条件较好时，各生活史阶段的存活率参数没有显著性差异(S_1：$P = 0.6940$；S_2：$P = 0.2424$；S_3：$P = 0.0357$；S_4：$P = 0.8491$；S_5：$P = 0.8605$)，成虫的繁殖力也无显著性差异(F_1：$P = 0.4675$；F_2：$P =$

0.2481)。因而可以认为，当棉铃虫生活史各阶段环境条件相对优越时，种群增长特征相似，最终的 3 代卵量发生程度受到初始残虫量制约。

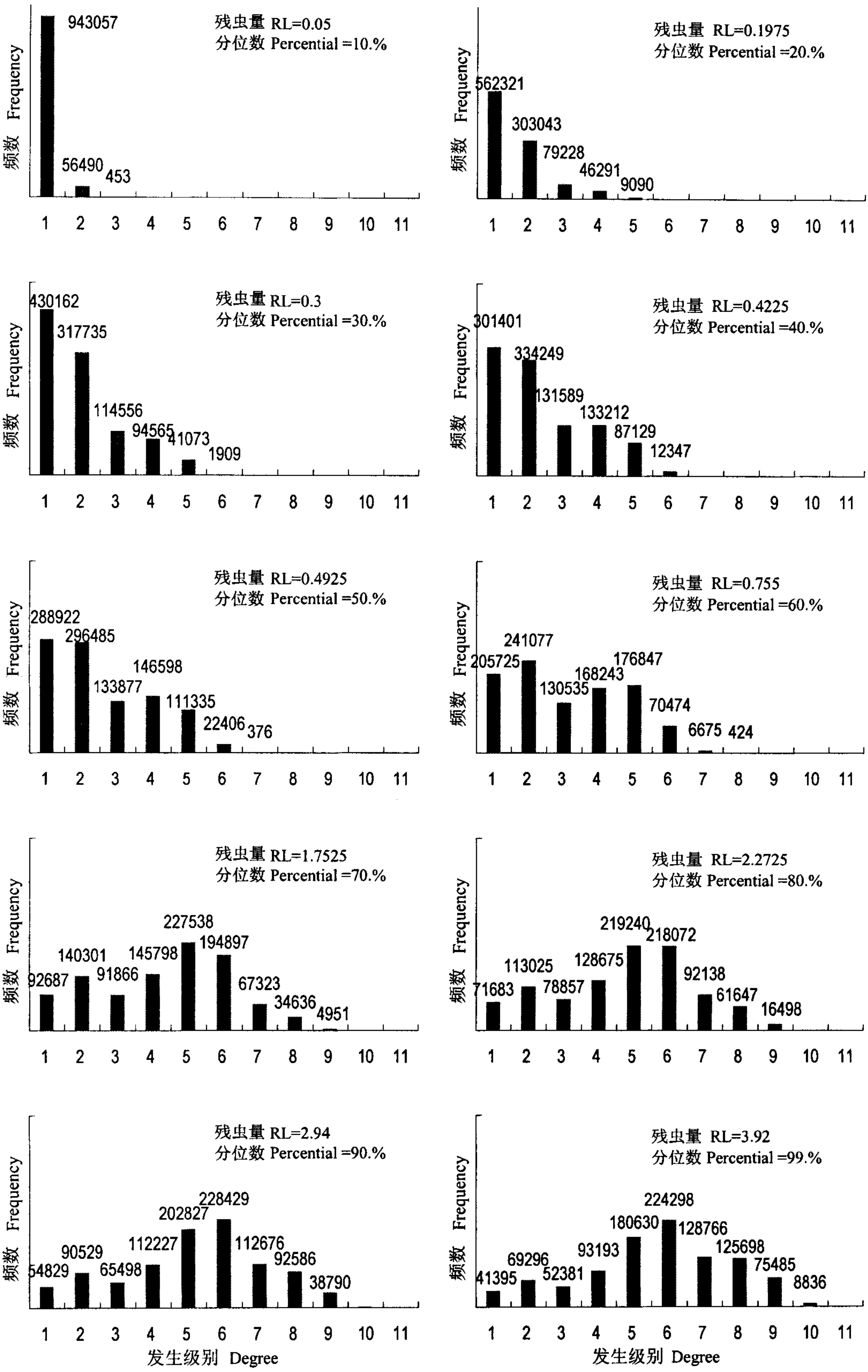

图 2　3 代卵量不同发生级别的分布(残虫量为确定值，模拟 100 万次)

Fig. 2　The distribution of the gross of eggs in 3rd generation (Survived larvae is fixed, simulation 1 000 000 times)

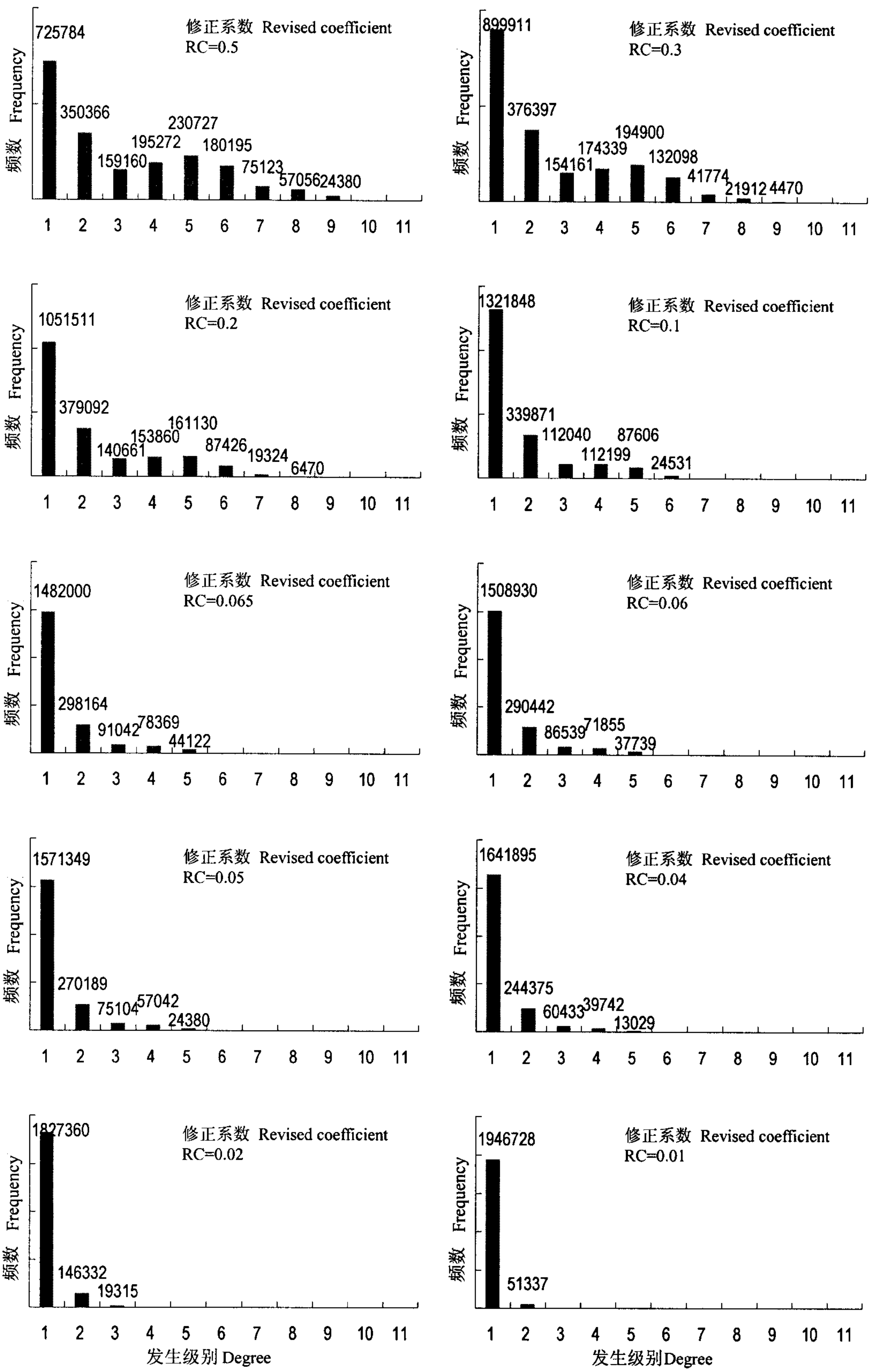

图 3　3 代卵量不同发生级别的分布（残虫量为随机值，模拟 200 万次）

Fig. 3　The distribution of the gross of eggs in 3rd generation (Survived larvae is random, simulation 2 000 000 times)

3.3 3 代棉铃虫卵量大发生的成因比较

相同的 3 代卵量较大发生级别(如 5 ~ 8 级),其所对应的残虫量可以有多种水平。以发生程度 5 级和 7 级为例,比较发生程度相同的 3 代卵量与 2 代成虫之前各生活史阶段的种群密度的相关程度,结果表明:若 3 代棉铃虫卵量大发生,从 1 代残虫量起,各生活史阶段的种群密度与 3 代卵量的相关系数呈递增之势。残虫量水平较低时,这种呈现极显著相关($P < 0.0001$)的不同生活史阶段的时段相对较长;反之则较短(表 3)。

表 2 残虫量水平与 3 代卵量可能最大发生程度的关系

Table 2 The relationship between the survived larvae and probable maximum degree of the gross of eggs

模型修正系数 Revised coefficient of model	残虫量水平 Survived larvae	3 代卵量的可能最大发生程度 Probable maximum degree of the gross of eggs in the 3rd generation
0.3	2.32421 ± 0.01825	10
0.2	1.52762 ± 0.09192	9
0.1	0.76811 ± 0.03788	8
0.065	0.50295 ± 0.01400	7
0.04	0.30586 ± 0.01784	6
0.02	0.15260 ± 0.01105	5
0.01	0.07984 ± 0.00177	4

表 3 各生活史阶段的种群密度与 3 代卵量的相关矩阵(相关系数下面数字为显著性检验结果)

Table 3 Correlation matrix for the gross of eggs in the 3rd generation and the population density of each life stage

发生级别 Degree of the gross of eggs	模型修正系数 Revised coefficient	残虫量水平 Survived larvae	变量 Variable						
			RL	*A*_1	*E*_2	*SL*_2	*LL*_2	*P*_2	*A*_2
7	0.1	0.74706 ± 0.07241	0.12568	0.23655	0.25243	0.33333	0.41569	0.56956	0.85821
			0.0077	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
	0.2	1.32116 ± 0.27328	0.09761	0.1613	0.17906	0.19634	0.32473	0.52697	0.88132
			0.0277	0.0003	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
	0.3	1.81665 ± 0.48668	0.0705	0.15142	0.14855	0.20933	0.24872	0.46724	0.87007
			0.1488	0.0018	0.0022	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
5	0.05	0.33910 ± 0.06469	0.22522	0.27883	0.28489	0.41495	0.4902	0.71186	0.94761
			< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
	0.1	0.65618 ± 0.17168	0.15413	0.18769	0.19527	0.24162	0.34039	0.69422	0.9516
			0.0019	0.0002	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
	0.2	1.06983 ± 0.38828	0.11796	0.14432	0.15493	0.17628	0.31729	0.68996	0.95089
			0.0163	0.0033	0.0016	0.0003	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
	0.3	1.46069 ± 0.62799	0.10842	0.13153	0.1278	0.10869	0.17481	0.6873	0.94581
			0.0144	0.0029	0.0039	0.0141	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001

4 讨论

4.1 棉铃虫种群中长期动态的可预测性

尽管在棉铃虫自然种群生命表研究中得到的种群趋势指数较低(戴小枫等,1991;吴子江等,1993),但本文模拟结果表明,棉铃虫的种群数量变动呈现出相当大的变异性。同一初始残虫量水平,最终的棉铃虫发生数量既可能为轻发生水平,也可能达到大发生以至暴发的程度。但是,中等到偏重发生程度(如本文的 4 ~ 5 级)与初始残虫量水平关系不明显,其残虫量水平在模拟确定取值范围内存在相当的可变性。这一理论结果与实际观察是一致的,比如,江苏通州 1973、1978 两年实测的 3 代百株残虫量分别为 0.66、7.84,差异明显,但 4 代百株累计卵量分别为 644、861,均达到偏重或大发生的水平;1992、1996 两年实测的 3 代百株残虫量分别为 5.21、5.0,差别不大,但 4 代百株累计卵量分别为 502、1 155.3,差别达两倍多(杨燕涛等,2001)。由于棉铃虫各生活史阶段的主要参数直接或间接地受到自然环境条件的影响,可见,对棉铃虫中长期发生态势的预测,在相当程度上存在着不确定性。

4.2 棉铃虫暴发与虫口积累的关系

其实,这是一个相当复杂的问题,首先涉及到棉铃虫的种群密度达到多少为种群暴发?其次,涉及初始的种群大小?棉铃虫种群密度为中等、较轻还是极轻水平?从本文的模拟结果看,即使 1 代残虫量水平很低,如本文取残虫量水平为 0.1925,若其后生活史阶段的环境条件皆有利,经过 1 个世代(即到 3 代),棉铃虫的种群密度(卵量)即可超过 4 000 粒(图 2)。若 1 代残虫量水平中等或较高,经过 1 个世代之后的种群密度更高,可达到数万粒。根据模拟结果,若残虫量水平不是过低,在环境条件比较有利的情况下,只需要 1 个世代或某一个生活史阶段(如蛹期),棉铃虫种群即可达一般意义上的暴发水平。

4.3 棉铃虫的兼性'迁飞'与种群暴发

从本文模拟结果看，即使输入变量（1 代残虫量）相当小，但若其后连续几个生活史阶段的环境条件有利，那么棉铃虫种群密度仍将达到非常高的水平。本文模拟中，1 代残虫量的最高值为 3.92（百株棉花）。与棉铃虫实际暴发时上一年的越冬基数相比，该值是较低的（张孝羲，1996）。即使这样，模拟结果显示，棉铃虫的 3 代卵量最高可超过 45 000 粒（百株棉花），远超过实际的历史最高水平。

上述模拟没有考虑不同区域间棉铃虫种群的可能"迁飞"作用，只将各生活史阶段的存活率以及成虫的繁殖力作为影响局域或区域内棉铃虫种群动态的两个基本因子，因此，上面的模拟结果也说明，局域、特别是大尺度区域上的棉铃虫种群暴发（如达到 1992 年的发生程度）可能主要归因于当地棉铃虫生活史阶段环境条件的有利性，并不需要外部的虫源加入。也就是说，不管棉铃虫是否存在兼性"迁飞"现象，"迁飞"并不能成为局域，特别是大尺度区域上棉铃虫暴发的必要条件。

致谢　本文的模拟工作得益于北京格兰公司周湘娜女士的重要帮助，在此深表感谢！

参 考 文 献（References）

Andrewartha HG，Birch LC，1954. The Distribution and Abundance of Animals. Chicago：The University of Chicago Press.

Dai XF，Li SY，Guo YY，1991. Studies on the life table of cotton bollworm. *Acta Phytophylacica Sinica*，13(3)：199 – 206. [戴小枫，李世文，郭予元，1991. 棉铃虫自然种群生命表研究. 植物保护学报 18(3)：199 – 206]

Gong PY，Li XZ，1992. Effects of dietary nitrogen on development and fecundity of the cotton bollworm，*Helicoverpa armigera*（Hübner）. *Acta Entomologica Sinica*，35(1)：40 – 46. [龚佩瑜，李秀珍，1992. 饲料含氮量对棉铃虫发育和繁殖的影响. 昆虫学报，35(1)：40 – 46]

Gilks WR，Richardon S，Spiegelhalter DJ，1996. Markov Chain Monte Carlo in Practice. London：Chapman and Hall.

Graham SA，1939. Forest insect populations. *Ecological Monographs*，9：301 – 310.

Greenbank DO，1956. The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New Brunswick. Ⅰ. The role of climate. *Canadian Journal of Zoology*，34：453 – 476.

Greenbank，DO，1963. Climate and the spruce budworm. *Mem. Entomol. Soc. Can.*，31：174 – 180.

Qu XF，1993. An analysis about the cotton bollworm outbreak in China in 1992. *Entomological Knowledge*，30：252 – 256. [屈西峰，1993. 1992 年我国棉铃虫大发生原因分析. 昆虫知识，30：252 – 256]

Sheng CF，Dong L，Su JW，1993. An approach to the cause of the outbreak of cotton bollworm in North China. *Journal of Natural Disasters*，2(2)：20 – 26. [盛承发，董灵，苏建伟，1993. 棉铃虫大暴发原因探讨. 自然灾害学报，2(2)：20 – 26]

Wang CZ，Dong JF，2001. Interspecific hybridization of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta*（Lepidoptera：Noctuidae）. *Chinese Science Bulletin*，46(20)：489 – 491.

Wellington WG，1954. Weather and climate in forest entomology. *Meteorol. Monogr.*，2：11 – 18.

Wu KJ，Chen YP，Li MH，1978. The experimental life table of *Helicoverpa armigera*（Hübner）population at different temperatures. *Acta Entomologica Sinica*，21(4)：385 – 391. [吴坤君，陈玉平，李明辉，1978. 不同温度下的棉铃虫实验种群生命表. 昆虫学报，21(4)：385 – 391]

Wu KJ，Li MH，1993. Nutritional ecology of the cotton bollworm，*Helicoverpa armigera*（Hübner）：Life tables of the population on the artificial diets with different protein levels. *Acta Entomologica Sinica*，36(1)：21 – 28. [吴坤君，李明辉，1993. 棉铃虫营养生态学研究：取食不同蛋白质含量饲料时的种群生命表. 昆虫学报，36(1)：21 – 28]

Wu ZJ，Xue ZH，Zhang Z，1993. A study on the natural population life table of cotton bollworm and its application in the pest prediction. *Acta Ecologica Sinica*，13(2)：185 – 193. [吴子江，薛智华，张治，1993. 棉铃虫自然种群生命表的研究及其应用. 生态学报，13(2)：185 – 193]

Xu ZJ，1985. Monte Carlo Method. Shanghai：Shanghai Scientific & Technical Publishers. [徐钟济，1985. 蒙特卡罗方法. 上海：上海科学技术出版社]

Yang YT，Zhang HJ，Yang ML，Zhu MH，Wang DH，2001. Population dynamics of cotton bollworm and the forecasting technique of the principal damaging generation in Yanjiang，Jiangsu Province. *Entomological Knowledge*，38(1)：33 – 36. [杨燕涛，张洪进，杨慕林，朱明华，王东华，2001. 江苏沿江棉区棉铃虫世代增殖规律及主害代预测技术. 昆虫知识，38(1)：33 – 36]

Zhang XX，1996. The analysis about cotton bollworm outbreak. *Entomological Knowledge*，33：121 – 124. [张孝羲，1996. 棉铃虫种群猖獗的剖析. 昆虫知识，33：121 – 124]

（责任编辑：袁德成）